REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Vol. 22, nº 10. — Mai 1914.

Contribution à l'étude anatomique et histologique d'Helix barbara (L)

PAR

Tcheslawa RZYMOWSKA

Avec les planches 8 et 9.

Helix Cochlicella Risso *barbara* Linné, petit Mollusque gastéropode pulmoné stylommatophore, qui a servi de sujet à ces recherches, a été décrit par un grand nombre de malacologistes sous des noms différents. Pour les détails concernant la systématique, je renvoie au travail très documenté de GERMAIN (1908). Cet auteur donne une liste complète des noms que le Mollusque en question a successivement portés.

Quant aux travaux se rapportant à l'anatomie des systèmes nerveux et génital d'*H. barbara*, ils ne sont pas nombreux. Son histologie n'en compte point.

MOQUIN-TANDON (1855), qui décrit ce Mollusque sous le nom d'*Helix acuta*, donne un dessin fort incomplet des ganglions pédieux. Dans le même travail, il figure les organes génitaux de cet *Helix*. Ce dessin est exact, sauf que l'organe auquel cet auteur donne le nom de pénis y est représenté un peu trop court et que la poche du pénis n'y a pas la forme caractéristique que nous décrirons plus loin ; il représente le réceptacle séminal rond, tandis qu'il est toujours allongé et étranglé.

Moquin-Tandon, dans un autre ouvrage (1861), mentionne la vésicule vermiforme du système reproducteur en la désignant comme prostate vaginale — nom qu'il donne également aux vésicules multifides si fréquentes chez les Hélicidés. Il signale la présence du talon, petit, irrégulier et sinueux, qu'il considère comme une glande propre au canal hermaphrodite.

La mention de ce même talon se trouve dans la note de Saint-Simon (1853).

En 1892, Moss et Paulden (1892) donnent une très bonne description anatomique des organes de la reproduction de ce Mollusque, en le désignant sous le nom de *Bulimus acutus*.

Pilsbry (1894), en reproduisant les dessins de Moss et Paulden, les accompagne d'une description très brève. Il mentionne, à titre de particularité, l'absence des glandes à mucus, ce qu'il considère comme un effet de dégénérescence. Cela ne peut être qu'une erreur de sa part, car, comme nous le verrons plus loin, les glandes abondent dans l'appareil reproducteur.

Simroth (1912) enfin, sans apporter de faits nouveaux, figure et décrit les organes génitaux d'*H. barbara*, qu'il nomme *H. acuta*.

L'histologie des organes reproducteurs des Mollusques compte de nombreux travaux. C'est surtout la structure de la glande hermaphrodite qui a attiré l'attention des savants ; la constitution intime des conduits et des glandes accessoires a été moins bien étudiée.

N'ayant pas pu me procurer le travail de Dubreuil (1871), je ne le connais que par la mention qu'en fait Batelli (1879). Ce dernier étudie les organes complémentaires de l'appareil de la reproduction. On peut adresser à son travail la même critique que l'auteur adresse à celui d'Eisig (1869), c'est-à-dire qu'il est fait minutieusement, mais au moyen de méthodes très anciennes. En tout cas, il n'épuise pas la question. J'aurai d'ailleurs l'occasion d'y revenir dans la suite, ainsi qu'au travail tout récent de M. Slugocka sur les organes génitaux des Gastéropodes du genre *Physa* (1913).

Pour terminer, je cite encore le travail purement anatomique

de BAUDELOT (1863), puis celui de BERNARD (1890) sur *Valvata piscinalis*.

Ces recherches ont été faites à l'Institut de Zoologie de l'Université. Je tiens à exprimer à son directeur, M. le Prof. E. YUNG, toute ma reconnaissance pour ses conseils et pour sa précieuse direction. Je remercie également M. le Prof. BEDOT de l'amabilité avec laquelle il m'a permis de consulter la riche bibliothèque du Muséum d'Histoire naturelle de Genève et pour l'envoi d'*H. barbara* de Roscoff. D'autre part, je sais gré à M. le Dr DAVIDOFF de m'avoir gracieusement expédié de Villefranche du matériel pour mon travail.

Description de l'animal.

L'aspect extérieur d'*H. barbara* a été décrit maintes fois par différents auteurs s'occupant de la systématique, notamment par GERMAIN (1908). Je me borne ici à une description sommaire.

La coquille (fig. 2) est haute, turriculée, mince, mais assez solide, avec les tours peu bombés, s'élargissant progressivement vers la base. Son ouverture est ovale, plus arrondie à son bord externe tranchant qu'à son bord interne. L'ombilic est très petit. La plus grande coquille que j'aie eu l'occasion de mesurer était haute de 16mm, le maximum de diamètre à son dernier tour était de 7mm; elle comptait 10 tours de spire. En moyenne, la hauteur de la coquille est de 12 ou 13mm et la largeur du dernier tour de 4 ou 5mm, le nombre des tours de spire étant de 7 à 9.

La couleur et l'ornementation de la coquille sont variables. Tantôt la coquille est tout à fait claire, d'un blanc laiteux, tantôt d'un gris jaunâtre, souvent ornée de stries transversales d'un jaune plus foncé ; elle peut porter, en outre, à son dernier tour une bande brun foncé. Parfois cette bande envoie des « flammes » vers le haut, visibles au-dessus de la suture, et alors la coquille est plus ornée (fig. 2).

Le pied en extension mesure de 10 à 12mm de long sur 2mm,5

à 3^{mm} de large. La tête, relativement grande, bombée, a un mufle proéminent. Les tentacules oculaires sont longs et fins, divergents, avec un bouton terminal bien marqué et un œil bien apparent. Ces tentacules sont très mobiles ; ils mesurent en extension jusqu'à 3^{mm}. Leurs bases sont rapprochées. Les petits tentacules sont plus courts et plus écartés à leur base.

La peau est fine et assez transparente pour laisser apercevoir les organes internes. Sur le pied, au bord surtout, elle est dépourvue de pigment. La tête et le dos sont plus pigmentés, ainsi que les tentacules, qui paraissent très foncés à cause de leur muscle interne, noirâtre.

H. barbara se trouve en grande abondance le long des côtes européennes de la Méditerranée et de l'Océan. On le trouve également en Afrique septentrionale. L'animal se tient surtout sur l'*Eryngium maritimum*. Il s'acclimate difficilement à l'intérieur des continents.

Un coup d'œil sur la figure représentant son anatomie générale (fig. 3) montre combien la disposition des organes est semblable à celle des autres Hélicidés, malgré la forme si différente de sa coquille.

Technique.

H. barbara est très contractile et irritable. Etant donné sa petite taille, il est absolument nécessaire de l'avoir bien étalé. A cet effet, il faut le plonger dans l'eau, dans un petit flacon bien clos, et l'y laisser plus ou moins longtemps, suivant l'usage qu'on veut en faire ensuite. En vue de la dissection, une immersion de 48 heures suffit pour qu'il ne se contracte plus ; si l'on veut pratiquer des coupes topographiques, on le laisse moins longtemps (20 à 24 heures). Après ce temps, il est encore en vie, mais il réagit lentement. Enfin, pour certaines préparations délicates, où il m'importait d'avoir un matériel frais et nullement hydraté, je laissais l'animal s'étaler autant qu'il lui est possible, sans être immergé, et, d'un brusque coup de ciseau, je séparais tout ce qui sortait de sa coquille.

La dissection d'*H. barbara* à l'état frais est toujours défectueuse. Aussi ai-je fait usage de divers réactifs; soit l'alcool ordinaire, le sulfate de zinc ou le sulfate de cuivre à faible dose, soit le formol à 2 %, en fixant légèrement les tissus, permettent une dissection meilleure, surtout quand on a déjà une certaine habitude de ce genre de travail. Je donne pourtant la préférence au sublimé acétique, tel qu'on l'utilise pour les fixations. On le laisse agir de 5 à 10 minutes, puis on lave soigneusement à l'alcool iodé, ce qui donne une certaine souplesse et une certaine résistance aux tissus. Ensuite, on lave dans l'alcool à 70° pour enlever toute trace d'iode, et finalement on dissèque toujours dans l'alcool à 70°. Chez les individus ainsi traités, les nerfs sont faciles à poursuivre, car ils sont devenus très blancs et très opaques, et les dissections obtenues de la sorte peuvent être montées au baume de Canada ou bien enrobées dans la paraffine pour les coupes.

Comme fixateur, j'ai employé surtout le sublimé acétique, tous les autres réactifs m'ayant donné des résultats inférieurs. Entre autres, j'ai essayé la solution saturée de sublimé dans l'eau salée physiologique additionnée, suivant la formule d'Apathy, d'une quantité égale d'acide osmique à 1 %; mais, quoique la fixation semble être bonne, le parti que j'ai pu tirer des coupes faites après ce traitement n'était que fort médiocre, étant donné que l'acide osmique gène la coloration ultérieure.

J'ai coloré toujours *in toto* les morceaux destinés à l'emparaffinage, avec du carmin boracique, de l'hématoxyline iodée ou de l'hémalun. En outre, j'ai coloré sur lame avec de la fuchsine, éosine, rosaniline acide ou basique, safranine, etc. La coloration *in toto* s'impose comme donnant des résultats meilleurs que la coloration sur lame.

Afin de mieux saisir les rapports entre la substance ponctuée et la couche corticale ainsi qu'entre les différents groupes ganglionnaires, j'ai eu recours à la reconstruction plastique en cire d'après la méthode de Born. Je suis redevable à M. le Dr E. Bujard d'avoir bien voulu m'initier dans sa pratique.

Anatomie du système nerveux.

Le système nerveux d'*H. barbara* est bien celui d'un *Helix* typique par sa disposition générale et par le rapprochement de ses ganglions.

Sa portion centrale comprend deux ganglions sus-œsophagiens ou cérébroïdes (fig. 3, *C*, fig. 5 et 10) réunis par une commissure cérébroïde (*cc*); un groupe de ganglions sous-œsophagiens ou viscéro-pédieux (fig. 3, *V* et *P*, fig. 14, 9 et 17) reliés aux ganglions cérébroïdes par deux connectifs pédieux et deux connectifs viscéraux (*cpg*, *cpd* et *cvg*, *cvd*). Le tout forme un anneau périœsophagien dont la position, par rapport au bulbe pharyngien et à l'œsophage, dépend de l'état de contraction de l'animal. Les dimensions du système nerveux sont élevées par rapport à la taille de l'animal. L'anneau périœsophagien mesure en moyenne 2^{mm} antéro-postérieurement.

Deux connectifs (fig. 3, 5 et 10 *cnb*) partant des ganglions cérébroïdes unissent ceux-ci à une paire de ganglions buccaux ou stomaco-gastriques (fig. 3 et 5 B) placés sur les côtés du bulbe pharyngien, immédiatement en arrière et au-dessous de l'entrée des canaux des glandes salivaires et de l'œsophage. Les deux ganglions buccaux sont réunis entre eux par une courte commissure (*cb*).

Le tissu conjonctif qui enveloppe le système nerveux n'est pas très abondant — circonstance heureuse qui facilite la dissection du système nerveux de ce petit animal. Ce tissu se prolonge jusqu'aux parois du corps en soutenant les nerfs et en maintenant le système nerveux en place.

Les ganglions cérébroïdes (fig. 3, *C*, fig. 5 et 10), avec la commissure qui les unit, mesurent environ $1^{mm},5$ de largeur; antéro-postérieurement, ils ont $0^{mm},6$ ou $0^{mm},7$. Leur épaisseur est faible et ne dépasse guère $0^{mm},25$. Chaque ganglion présente la forme d'un triangle aux angles arrondis et comprend trois régions que, suivant NABIAS (1894) [1], je dési-

[1] P. 145.

guerai sous les noms de procérébron, mésocérébron et métacérébron. Ces mêmes régions avaient été reconnues par Böhmig (1883)[1] sous les chiffres II, III et I. Il me semble que la dénomination de Nabias, quoique postérieure à celle de Böhmig, est préférable parce qu'elle indique la position respective de chaque région.

Le procérébron (fig. 5 et 10 *prc*) correspond à la région II de Böhmig ou à ce que, chez *Limnaeus*, Lacaze-Duthiers nommait le lobule de la sensibilité spéciale. Il est placé en avant et présente à peu près un rectangle.

Le mésocérébron (fig. 5 et 10 *msc*) ou la région III de Böhmig forme une saillie arrondie de laquelle part la commissure cérébroïde. Dans sa partie postérieure, le mésocérébron passe au métacérébron (*mtc*) ou région I de Böhmig. De cette région émanent deux connectifs, qui relient le cerveau aux ganglions viscéraux et pédieux.

Les ganglions cérébroïdes sont recouverts par un tissu conjonctif chargé de pigment foncé. Sur cette enveloppe, on voit se dessiner, en lignes plus claires, les ramifications de vaisseaux.

Les nerfs qui en partent sont :

1° Une paire de nerfs tentaculaires.
2° » » » » optiques.
3° » » » » péritentaculaires externes.
4° » » » » péritentaculaires internes.
5° » » » » otiques.
6° » » » » labiaux médians.
7° » » » » labiaux externes.
8° » » » » labiaux internes.
9° Le nerf pénial (situé à droite).

L'origine apparente et le parcours de ces nerfs sont les suivants :

1° Le nerf tentaculaire (fig. 3, 5 et 10 *nt*), le plus impor-

[1] P. 14.

tant des nerfs du cerveau, mesure environ 70 μ de diamètre [1], part du bord antérieur du procérébron et se dirige en avant, pour pénétrer dans le fourreau musculaire interne du grand tentacule. Après un parcours indivis, il se termine par un ganglion ovoïde, légèrement aplati (fig. 3 *gt*). Ce ganglion donne de courts rameaux, au nombre de 5 ou 6, qui, en se ramifiant abondamment, aboutissent aux éléments sensoriels du bouton terminal du grand tentacule.

2° Le nerf optique (fig. 3 et 5 *no*), qui a 18 μ de diamètre, est difficile à voir à cause de sa ténuité. Il semble prendre naissance à la limite entre le pro- et le mésocérébron, à la face dorsale du cerveau, puis se dirige vers le nerf tentaculaire auquel il s'accole pour entrer avec lui dans le fourreau musculaire du grand tentacule. Ces deux nerfs, courant désormais l'un à côté de l'autre, sont compris dans une gaine commune, tout en restant distincts. Les coupes transversales en séries le prouvent. A une petite distance de l'œil, le nerf optique quitte son compagnon pour se diriger vers cet organe.

3° Le nerf péritentaculaire externe (fig. 3, 5 et 10 *npe*) part de la face inférieure du procérébron au voisinage immédiat du point d'origine du nerf tentaculaire et se dirige vers la face externe du fourreau tentaculaire externe. Arrivé là, il se divise en deux branches qui se ramifient dans l'épaisseur de ce dernier. Son diamètre est de 30 μ.

Je voudrais encore signaler l'existence d'un petit filet nerveux (fig. 5 et 10 *fn*) qui n'a pas, que je sache, été décrit jusqu'à présent. Ce filet, d'une nature un peu particulière, part de l'angle externe du procérébron, de la masse de petites cellules qui s'y rencontrent. Il est plus opaque que les autres nerfs et se colore vivement par les teintures. Son diamètre est inférieur à celui des nerfs péritentaculaires. Du procérébron, il se dirige vers le nerf péritentaculaire externe, l'accompagne dans la trame fine du tissu conjonctif et s'y perd. Je n'ai pas pu m'assurer s'il se résout en fibrilles dans le tissu conjonctif, ou

[1] Les mesures ont été effectuées sur un animal qui comptait 9 tours de spire et dont le pied en extension était de 10^{mm}.

s'il s'unit au nerf péritentaculaire externe, ce qui me paraît improbable, car ce dernier n'augmente pas de diamètre. Après l'avoir vu chez *H. barbara*, je l'ai retrouvé placé symétriquement des deux côtés, tant sur des dissections que sur des coupes, chez *H. pomatia* et *H. pisana*.

4° Le nerf péritentaculaire interne (fig. 3, 5 et 10 *npi*) a son origine à la face inférieure du cerveau, près de son bord antérieur, entre le pro- et le mésocérébron. Son diamètre est le même que celui du nerf péritentaculaire externe. Il a pour mission d'innerver la face interne du fourreau musculaire externe. Les deux nerfs péritentaculaires externe et interne, avant d'atteindre le fourreau musculaire, sont soutenus par la lame de tissu conjonctif qui s'étend du cerveau jusqu'à la base des tentacules.

5° Le nerf otique (fig. 5 *not*) est très fin (diamètre 20 μ). Il part de la base du procérébron, à sa face dorsale, un peu en arrière du nerf optique. Le tissu conjonctif n'étant pas très abondant en cet endroit, on peut suivre ce petit nerf qui descend, en ondulant entre les deux connectifs viscéro-pédieux, jusqu'à l'otocyste.

6° Le nerf labial médian (fig. 3, 5 et 10 *nlm*) est un gros nerf de 70 μ de diamètre qui quitte le cerveau sur le bord externe du métacérébron. Il descend en décrivant une courbe et se dirige en avant; puis il se divise en deux branches, dont une plus fine (fig. 3 *npt*) va au petit tentacule et se termine à l'extrémité de celui-ci par un ganglion. Le nerf labial médian va au lobe labial de la bouche.

7° Le nerf labial externe (fig. 3, 5 et 10 *nle*), qui a un diamètre de 60 μ, part immédiatement en arrière du précédent. Ils sortent tous les deux d'une même proéminence. Le premier passe au-dessous du second pour se diriger vers le pourtour de l'orifice buccal, où il pénètre au-dessous du bulbe pharyngien en se divisant en deux branches. Cette division est précédée par un léger renflement.

8° Le nerf labial interne (fig. 3, 5 et 10 *nli*) mesure seulement 45 μ; il part de la face inférieure du cerveau et se porte

en avant, passe au-dessus des deux nerfs labiaux externe et médian, puis monte jusqu'à la lèvre supérieure où il se termine. Avant d'atteindre celle-ci, il émet une branche qui va innerver la région de la peau comprise entre le petit et le grand tentacule.

9° Le nerf pénial (fig. 3, 5 et 10 *np*) n'est présent qu'à droite. Il part de la face inférieure du cerveau, tout près et au-dessous des nerfs labiaux médian et externe, puis se rend à la gaine du pénis en suivant l'artère péniale.

Les connectifs buccaux (fig. 3, 5 et 10 *cnb*), très grêles, ont 26 μ de diamètre. Leur point de départ est à la face inférieure du cerveau, plus en arrière que celui du nerf labial interne, non loin des connectifs pédieux et viscéraux. Les ganglions buccaux ou stomaco-gastriques (fig. 3 et 5 *B*), auxquels mènent les connectifs buccaux, ont une forme d'ovoïdes dont le grand axe mesure 250 μ et le petit axe 170 μ, réunis par une commissure de 45 μ de diamètre. Ces ganglions fournissent chacun 3 ou 4 nerfs d'une grande finesse. Ceux d'entre eux que j'ai réussi à suivre sont : un nerf remontant les conduits des glandes salivaires (fig. 5 *ns*), très grêle (20 μ de diamètre) mais long, puis un autre, plus fort, qui pénètre dans le bulbe pharyngien. Ce dernier semble se diriger vers la matrice de la radule en donnant des branches aux muscles du bulbe ; un troisième nerf part de la partie antérieure du ganglion, comme le précédent, et pénètre aussi dans le bulbe pharyngien.

Tout en arrière du métacérébron partent deux connectifs viscéraux (fig. 5 et 10 *cvg* et *cvd*) et pédieux (*cpd* et *cpg*), unissant le cerveau au centre sous-œsophagien. J'aurai l'occasion d'en reparler plus tard.

Le groupe inférieur comprend les ganglions viscéraux et pédieux réunis entre eux par deux courtes commissures et formant ainsi un anneau par lequel passe l'aorte céphalique.

Les ganglions viscéraux ou palléaux (fig. 3 V et fig. 14) ont, chez *H. barbara*, la forme générale d'un triangle. D'après les descriptions classiques, ce groupe comprendrait, chez tous

les Gastéropodes, cinq ganglions : le médian, génital ou intestinal, deux viscéraux ou palléaux et deux commissuraux. Ces cinq ganglions, tout à fait distincts chez *Limnaeus* et *Planorbis*, apparaissent chez les très jeunes *H. pomatia* comme cinq centres excessivement rapprochés ; chez l'adulte, ce groupe est excessivement confus et ramassé et il présente des saillies et des sortes de circonvolutions masquant tout à fait sa forme primitive. Chez notre espèce, le groupe en question est beaucoup plus facile à débrouiller, mais le fusionnement des ganglions devant se produire sans doute très tôt, les individus même les plus jeunes que j'aie pu me procurer, ne montraient que trois centres assez distincts, les ganglions génital et palléal gauche, ainsi que le palléal droit et le commissural droit étant fusionnés très intimement. Il n'est pas possible de donner les dimensions de chaque ganglion, car on ne peut pas préciser les limites de chacun d'eux, toutes les commissures étant internes. Toutefois, pour fixer un peu leurs dimensions, je dirai que la largeur totale du groupe, prise à la base des connectifs, c'est-à-dire dans le maximum de leur largeur, est de 800 μ, et la hauteur du ganglion génital de 350 μ environ. D'ailleurs, ce groupe est, comme on peut le voir sur la fig. 14, tout à fait asymétrique.

Quand, après avoir ouvert l'animal, on soulève son tube digestif, on s'aperçoit que l'extrémité postérieure du groupe en question est toujours relevée. Elle est formée par le ganglion génital ou intestinal (fig. 14, *gg*) qui donne naissance à trois nerfs.

Le premier, le nerf génital ou intestinal (fig. 1 et 13 *ng*), part de la pointe même du ganglion. Il mesure 60 μ de diamètre et remonte l'aorte céphalique sur une partie de son parcours. Il détache un fin rameau qui va au cœur, puis longe les conduits génitaux et, finalement, se divise en deux branches, dont l'une (fig. 3 *gn*) continue à suivre les organes génitaux, où je l'ai vue courir le long du canal hermaphrodite, tandis que l'autre branche va au tube digestif (*i*).

Le nerf palléal antérieur ou nerf anal de Böhmig (fig. 3

et 14 *pa*) part du même ganglion, au-dessous du nerf précédent. Son diamètre est de 74 μ. Il s'incurve à droite, passe sous les conduits des organes génitaux sans se ramifier et pénètre dans le bourrelet du manteau, non loin de l'orifice respiratoire et de l'anus.

Mes observations sur ces deux nerfs chez *H. barbara* concordent avec celles de Böhmig sur *H. pomatia* (1883)[1]. Quant au troisième, très fin, de 22 μ de diamètre, sortant du même ganglion (fig. 3 et 14 *nc*), il a été vu tout d'abord par Jhering et ensuite par Böhmig, qui l'appelle nervus cutaneus et qui, comme dit cet auteur, « wendet sich nach links und durchsetzt die Rindenschicht in einer Länge von 0mm,5 ». D'après mes observations, ce nerf quitte le ganglion non loin du nerf anal et un peu plus à gauche, puis en descendant entre les lames du muscle columellaire, il pénètre dans la paroi du corps.

Le ganglion génital se trouve compris entre deux ganglions palléaux.

Le ganglion palléal gauche (fig. 14 *gpg*), fusionné au ganglion génital, en est cependant séparé par un léger sillon visible seulement sur la face inférieure. Il ne donne naissance qu'à un nerf, le nerf palléal gauche (fig. 3 et 14 *pg*), dont le diamètre est le même que celui du nerf palléal antérieur. Sans se ramifier il aboutit au bourrelet du manteau, du côté gauche de celui-ci, et avant d'y pénétrer, il se divise en deux branches.

Le ganglion commissural gauche (fig. 14 *gcg*), qui fait suite au ganglion palléal, est le plus distinct du groupe. Il est ovoïde et petit et ne fournit aucun nerf. La commissure viscéro-pédieuse, invisible sur notre figure 14, l'unit au ganglion pédieux, et il est relié au cerveau par un connectif (*cvg*).

Le ganglion palléal droit (fig. 14 *gpd*) ne se confond pas avec le ganglion intestinal. Il en est séparé par un sillon circulaire assez profond, qui ne laisse pas voir la commissure, mais qui délimite bien les deux ganglions. Le nerf palléal

[1] P. 23.

droit (fig. 3 et 14 *pd*), que fournit ce ganglion, paraît être simple et non formé de deux nerfs accolés, comme c'est le cas chez *H. pomatia*. Ce nerf, de même diamètre que le nerf palléal gauche, mais plus long que lui, passe entre la gaine du pénis et les autres conduits génitaux, dans l'anse que forme le canal déférent (voir la fig. 3 *pd*). Il aboutit au bourrelet du manteau, tout près du nerf palléal antérieur.

Le ganglion commissural droit (fig. 14 *gcd*) n'est pas distinct; il ne fait qu'un avec le ganglion palléal droit (*gpd*), mais son existence peut être décelée sur les coupes. Comme son congénère de gauche, le ganglion commissural droit ne fournit aucun nerf, mais seulement la commissure aux ganglions pédieux et le connectif cérébro-viscéral (*ccd*).

Les commissures viscéro-pédieuses sont très courtes.

Les connectifs cérébro-viscéraux (fig. 14 *ccg*, *ccd*) ont 90 μ de diamètre. Le connectif droit est légèrement plus large et plus court que le gauche.

Quant aux ganglions pédieux (fig. 3, *P*, fig. 9 et 16), leur masse est piriforme. Les deux ganglions sont asymétriques, le droit étant un peu plus gros et surtout plus allongé que le gauche. Le grand diamètre du ganglion gauche mesure 520 μ en moyenne. Celui du ganglion droit 590 μ environ; il est très difficile de préciser les dimensions, parce que le ganglion droit passe insensiblement au connectif en se rétrécissant.

Les ganglions pédieux sont réunis entre eux par deux commissures transverses très courtes, l'une antérieure (fig. 15 *cant*) et l'autre postérieure (*cpost*).

Les nerfs qui émanent de ces ganglions sont au nombre de neuf paires. Six d'entre elles innervent le muscle du pied : elles prennent naissance à la face inférieure du ganglion. En les énumérant d'arrière en avant, on a (fig. 9 et 17 : *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*) :

La 1re paire de nerfs, de 50 μ de diamètre, naissant sur le bord postérieur du ganglion et se dirigeant en arrière. Après un parcours libre assez long, ils entrent dans le muscle du pied.

La 2me paire émerge un peu plus haut que la précédente : ses

nerfs sont plus fins et vont également en arrière; leur parcours libre est moins long que celui des nerfs précédents.

Les 3me et 4me paires pénètrent très rapidement dans le pied.

Les 5me et 6me paires, cette dernière plus fort que l'autre, se dirigent en avant et innervent la partie antérieure du pied.

Le nerf que Böhmig signale chez *H. pomatia* comme non constant, parce qu'il peut être considéré parfois comme une branche du 6me, n'existe pas chez *H. barbara* en qualité de nerf distinct.

Outre ces nerfs destinés à l'innervation du muscle pédieux, nous avons encore à considérer trois autres paires nerveuses.

Une de ces paires prend naissance à la face dorsale des ganglions (fig. 17 *nco*), un peu en arrière des otocystes et, en obliquant, elle descend dans le muscle columellaire. Ce nerf, non décrit par Böhmig chez *H. pomatia*, où sa dissection est d'une difficulté extrême, mais où il existe réellement, est, malgré sa finesse, assez facile à voir chez *H. barbara*, les ganglions pédieux n'étant pas ici englobés dans le tissu conjonctif avec les ganglions viscéraux. Le nerf columellaire a été décrit par Lacaze-Duthiers (1872) chez les Gastéropodes pulmonés aquatiques et ensuite par Böhmig chez la *Limnaeus stagnalis*.

Les deux autres paires de nerfs, que Lacaze-Duthiers avait décrits sous le nom de nerfs cervicaux, quittent les ganglions latéralement, en arrière des connectifs. Ces nerfs ont pour fonction l'innervation des téguments en arrière des tentacules, et s'étendent jusqu'au bourrelet du manteau.

Le nerf cervical supérieur (fig. 3, 9 et 17, *csd*, *csg*) naît près du connectif cérébro-pédieux, puis se dirige en avant pour pénétrer dans les téguments en arrière du grand tentacule. Celui de droite (*csd*) donne aux organes génitaux un rameau qui s'accole à la vésicule vermiforme (*ve*). Malgré tous mes efforts, je n'ai pas pu voir ici les rapports dont parle Lacaze-Duthiers, entre le nerf cervical supérieur et le nerf tentaculaire.

Le nerf cervical inférieur (fig. 3, 9 et 17, *cid*, *cig*) sort à côté et un peu plus bas que le précédent. Il est plus gros que

le nerf cervical supérieur et plus à droite qu'à gauche. Le nerf cervical inférieur gauche, se divisant en deux branches qui se subdivisent à leur tour, innerve la peau du dos jusqu'au bourrelet du manteau. Son congénère de droite, outre les rameaux destinés à la peau, en fournit encore aux organes génitaux. Böhmig a bien noté qu'il y a des rapports entre ce nerf et les organes génitaux, mais il ne les indique pas avec certitude. Chez *H. barbara*, le nerf cervical inférieur droit (fig. 17 *cid*) donne un pinceau de 5 branches. Les deux branches passant par l'anse du canal déférent, entre le cirre et les autres conduits génitaux, arrivent à la peau. Les deux suivantes se distribuent aux parties terminales des conduits génitaux femelles, et la 5me branche descend vers la peau.

Les deux connectifs cérébro-pédieux, dont Böhmig a constaté la richesse en cellules ganglionnaires, accusent, chez *H. barbara*, une dissymétrie bien plus prononcée que celle des connectifs cérébro-viscéraux mentionnée plus haut. Chez *H. pomatia*, elle est imperceptible. Le connectif cérébro-pédieux droit (fig. 9 et 17 *cpd*), faisant suite au petit renflement qui surmonte le ganglion pédieux, mesure 130 μ de diamètre vers le milieu de son parcours; le connectif gauche (*cpg*), au même endroit, n'a que 93 μ; en revanche ce dernier est plus long. Il est possible que l'épaississement et le raccourcissement du connectif de droite soit en rapport avec le plus grand développement des nerfs cervicaux de ce côté.

Histologie du système nerveux.

De même que chez les autres Gastéropodes, les cellules nerveuses d'*H. barbara* atteignent des dimensions relativement très grandes. Les plus volumineuses ont 45 μ à 60 μ de diamètre et se rencontrent dans les ganglions viscéraux. En comparant leurs dimensions à celles des cellules correspondantes d'*H. pomatia*, lesquelles mesurent 200 à 220 μ, soit à peine cinq fois plus, on doit reconnaître que notre petit *Helix* est avantagé à cet égard.

Entre ces grandes et ces petites cellules se classent les cellules moyennes, mesurant de 15 à 30 μ, que l'on retrouve plus ou moins dans tous les ganglions centraux.

Quant aux cellules dites chromatiques du procérébron et des ganglions tentaculaires d'*H. barbara,* elles ont, avec leurs 7 à 8 μ de diamètre, exactement le même volume que leurs congénères chez *H. pomatia.*

J'ai étudié les unes et les autres d'abord à l'état frais, sur des individus légèrement asphyxiés. Après avoir ouvert l'animal dans la solution physiologique, je dilacérais ses ganglions. Les prolongements cellulaires se brisent le plus souvent; pourtant, il m'est arrivé de les obtenir aussi longs que le montre la fig. 4. Les cellules ainsi isolées sont toutes plus ou moins piriformes, avec un cytoplasma bien clair et transparent; on peut cependant distinguer, vers le noyau, des granulations tout à fait fines. Un certain nombre, d'ailleurs variable, de grains lipochromes (fig. 4 et 7 *lip.*) d'un jaune vert clair, sont disséminés dans beaucoup d'entre elles, où elles se trouvent surtout près de l'origine du prolongement cellulaire.

Le noyau central, rond ou légèrement ovale, tranche par son opacité plus grande. Un nucléole central est bien visible dans les cellules fraîches; j'ai rarement rencontré des noyaux qui en renfermaient deux ou trois. Même les cellules fixées et colorées n'en montrent pas davantage, exception faite pour les petites cellules chromatiques du procérébron et des ganglions tentaculaires, qui ont dans leurs noyaux plusieurs petits nucléoles. Dans les cellules fraîches, le nucléole se présente comme un grain réfringent; il est coloré très vivement par les colorants. Ses dimensions varient avec celles des noyaux. Les plus gros que j'aie mesurés étaient de 4 et 5 μ. Voici les dimensions moyennes, à titre d'exemple : le diamètre de la cellule 30 μ, du noyau 22 μ, du nucléole 3 μ.

Les grandes cellules observées à l'état frais sont unipolaires. C'est la règle. Souffre-t-elle des exceptions ? Je serais portée à le croire par l'observation des cellules issues de la dilacération de ganglions ayant longtemps macéré dans les solutions

chromiques, telles que le bichromate de potasse et d'ammoniaque à 0,25 % ou l'acide chromique à 0,1 %. En effet, on rencontre assez fréquemment, dans les produits de ces dilacérations, des cellules présentant à leur périphérie comme des restes de prolongements cassés (fig. 1). Toutefois, des cellules multipolaires sont assurément très rares; au cours de toutes mes recherches, je n'en ai vu qu'une ayant deux prolongements certains (fig. 7).

Les prolongements des cellules sont très transparents. Il leur arrive souvent de se ramifier à quelque distance du corps cellulaire.

En examinant les cellules sur les coupes, on voit leur cytoplasma finement granulé ; quant au noyau, il renferme, outre le nucléole vivement coloré, de nombreuses fines granulations de chromatine.

En ce qui concerne l'origine des nerfs, il est excessivement difficile de poursuivre leur trajet à l'intérieur du ganglion. Il est certain que, très souvent, les fibres qui entrent dans la constitution d'un nerf viennent de loin et de centres divers. Souvent on voit entrer dans un nerf des fibres qui semblent naître de la substance ponctuée. D'autre part, ce sont les cellules situées à proximité immédiate qui envoient leurs prolongements dans le nerf. J'ai une préparation très intéressante à cet égard, obtenue en arrachant un nerf du ganglion pédieux, traité préalablement par le bichromate de potasse (fig. 6). Elle montre que, s'il y a une origine indirecte des nerfs, cette origine n'est point exclusive, et que les prolongements cellulaires peuvent contribuer directement à la formation des nerfs sans passer par la substance ponctuée.

Ganglions cérébroïdes (fig. 12). Leur substance ponctuée est excessivement ténue ; elle ne présente pas partout la même homogénéité, et les faisceaux de fibres la traversent en allant vers les commissures et les nerfs. Mais il est tout à fait impossible de les suivre depuis leur point d'origine.

Le procérébron (fig. 12 *prc*) ne présente qu'un seul centre ganglionnaire, composé de petites cellules chromatiques (*cch*)

accumulées à sa face externe. Les dimensions de ces petites cellules sont moindres au bord antérieur de l'amas qu'au voisinage de son bord postérieur. Leur diamètre oscille de 7 à 9 μ. Elles sont composées d'un noyau sphérique relativement gros par rapport à la couche de cytoplasma qui l'entoure. La membrane nucléaire est bien distincte, ainsi que les nucléoles multiples (fig. 11). La masse de ces cellules, serrées les unes contre les autres, est compacte, et entre elles on remarque de rares cellules de la névroglie.

Toutes les cellules chromatiques sont unipolaires, et leurs prolongements, lâchement enchevêtrés, se perdent dans la substance ponctuée voisine.

Le mince filet nerveux, dont j'ai eu l'occasion de signaler la présence en décrivant l'anatomie des ganglions cérébroïdes, se montre sur les coupes bourré de cellules chromatiques (fig. 12 *fn*). Ce n'est donc pas un nerf à proprement parler.

Le mésocérébron (fig. 12 *msc*) est, de toutes les régions du cerveau, la plus riche en cellules de grande taille. Celles-ci y atteignent jusqu'à 30 μ de diamètre, avec un noyau de 20 μ; elles sont groupées près de l'origine de la commissure cérébroïde, surtout à la partie antérieure et dorsale du cerveau [1].

Quant au métacérébron (fig. 12 *mtc*), nous lui constatons deux groupes principaux de cellules : l'un, dont les éléments de taille moyenne sont amassés sur son bord externe, autour des points d'émergence des nerfs labiaux ; et l'autre, dont les éléments sont plus petits, occupe son bord postérieur près de l'origine du connectif cérébro-viscéral et de la commissure cérébroïde.

Telle est la distribution des éléments cellulaires dans le cerveau proprement dit.

Si nous passons à ses satellites, nous observons que les

[1] Je pense avoir retrouvé chez *H. barbara* la cellule que Nabias (1894) (p. 98) signale chez *H. pomatia*, *Arion rufus*, *Zonites algirus* et *Limax maximus* comme la cellule satellite du nerf péritentaculaire interne. Chez *H. barbara*, elle y occupe exactement la même place, mesure 24 μ de diamètre et est entourée par les cellules ne mesurant que 12 μ.

ganglions buccaux (fig. 13) sont riches en cellules de taille très diverse, s'élevant jusqu'à 30 μ, et accumulées à leur périphérie en couche dont l'épaisseur atteint son maximum à leurs faces postérieure et dorsale.

Les ganglions tentaculaires (fig. 3 *gt*) sont semblables pour la forme et la structure à ceux d'*H. pomatia*; ils n'ont, comme ceux-ci, que des cellules chromatiques constituant leur couche corticale. Ces cellules sont ici de même dimension que celles du procérébron.

Les ganglions viscéraux (fig. 8) sont très intimement unis par leurs larges commissures et par leur revêtement cellulaire. La couche corticale est caractérisée ici par sa richesse en cellules, parmi lesquelles de nombreuses cellules géantes atteignant jusqu'à 45 à 60 μ de diamètre. Elle n'a pas partout la même épaisseur, ainsi que l'on peut facilement s'en rendre compte en mesurant celle-ci sur une série continue de coupes. La reconstruction en cire le montre mieux encore. Quant à la substance ponctuée, elle est parcourue sur toute son étendue par des fibrilles transversales (*ff*) s'étendant entre les masses ganglionnaires. L'ensemble de ces fibrilles constitue les commissures.

Vu du dehors, le ganglion génital ne fait qu'un avec le ganglion palléal gauche (fig. 14 *gg* et *gpg*). Sur la coupe, on voit que les deux ganglions sont largement fusionnés (fig. 8 *gg* et *gpg*). Chez tous deux, les cellules sont abondantes; elles constituent la majeure partie de leur masse et forment une couche épaisse, surtout à leurs faces dorsale, antérieure et postérieure (*cl*).

Le ganglion commissural gauche (fig. 8 *gcg*), relativement si distinct extérieurement du palléal, est largement relié à ce dernier. Le sillon de démarcation entre ces deux ganglions est dû à l'amincissement de la couche corticale en cet endroit. Dans le ganglion commissural gauche, la couche corticale est faible et entoure une masse ovoïde de substance ponctuée, parcourue par le connectif cérébro-viscéral et la large commissure pédieuse (fig. 8 *cp*).

Le côté droit du groupe viscéral ressemble peu au côté gauche. Le nerf palléal antérieur et son proche voisin le nerf génital, sont entourés d'une couche de cellules, plus épaisse à sa gauche (*cl*) qu'à sa droite (*ce*).

Les limites entre les ganglions palléal et commissural droits sont tout aussi indistinctes extérieurement que celles entre le génital et le palléal gauche. Elles ne sont marquées à l'intérieur que par la plus grande épaisseur de la couche corticale cellulaire (fig. 8 *ec*) et le rétrécissement correspondant de la substance ponctuée. De cette dernière, sort le connectif droit allant au cerveau et la commissure pédieuse.

Les cellules des ganglions pédieux se tiennent dans les dimensions moyennes. Les plus grandes, assez rares d'ailleurs, sont localisées à la face dorsale de chaque ganglion et dans le groupe central (*cg*); elles mesurent 40 μ, alors que la plupart des autres n'ont que de 15 à 20 μ, et les plus petites, également peu nombreuses, arrivent à 8 μ.

Comme cela s'observe pour tous les ganglions, les grandes cellules sont placées à la périphérie, les plus petites étant plus profondes, ce qui n'empêche pas que, à côté d'une grande cellule de 40 μ par exemple, on puisse en rencontrer de taille sensiblement moindre.

Dans les ganglions pédieux comme dans les ganglions décrits précédemment, la substance ponctuée ne reproduit pas fidèlement la forme extérieure des ganglions. La couche corticale s'épaissit, en effet, ici et là et ses saillies plongent dans la substance ponctuée, divisant celle-ci en territoires divers communiquant d'ailleurs les uns avec les autres.

En examinant une reconstruction en cire des ganglions pédieux, on remarque que la couche cellulaire diminue d'épaisseur vers la sortie de tous les nerfs ainsi que des commissures.

La dissymétrie entre les deux connectifs cérébro-pédieux, que j'ai signalée plus haut, résulte de ce que celui de droite est entouré de plus nombreuses cellules que celui de gauche. Ces cellules, de dimensions moyennes (20 μ ou plus), lui font une véritable couche corticale, comprenant, selon les

endroits, une ou deux strates, et qui n'est continue que dans sa portion inférieure.

Nous terminerons cette description du système nerveux de *H. barbara,* par quelques données relatives au système nerveux et aux dimensions de ses cellules à différents âges.

La cellule nerveuse atteint-elle tout de suite ses dimensions spécifiques, ou bien s'accroît-elle à mesure que l'animal grandit?

J'ai eu à ma disposition de jeunes *H. barbara,* éclos depuis une quinzaine de jours environ. Leur coquille n'était qu'à son deuxième tour de spire et le pied, pendant la marche, mesurait 2^{mm}.

En les disséquant, je fus étonnée de leur trouver un système nerveux relativement plus grand que chez l'adulte et montrant très distinctement tous ses ganglions avec leurs divers groupes de cellules. Ce sont surtout les ganglions cérébroïdes, et plus particulièrement le procérébron, puis les ganglions buccaux et les ganglions tentaculaires, qui paraissent relativement gros, ce qui est certainement en rapport avec le plus grand développement de la tête, des tentacules et du bulbe pharyngien, tandis qu'à cet âge la masse viscérale paraît encore bien petite.

Les cellules de la couche corticale des ganglions sont déjà à leur nombre normal, mais leur taille est plus faible et plus uniforme qu'elle ne le devient plus tard, à la suite sans doute de leurs spécialisations fonctionnelles qui les font s'accroître inégalement.

J'ai fait de nombreuses mensurations des cellules prises dans des régions correspondantes chez des jeunes individus âgés de 15 jours et ayant les dimensions sus-indiquées, et chez un adulte à 9 tours de spire à sa coquille et dont le pied étendu mesurait 8^{mm}.

Chez les premiers, les cellules chromatiques du procérébron et du ganglion tentaculaire mesurent en moyenne 6 μ de diamètre, avec un noyau de 4 à 5 μ; elles ne sont donc guère plus petites que chez l'adulte, où nous avons vu qu'elles atteignent seulement 8 μ.

Dans les autres ganglions jeunes se trouvent de petites cellules nerveuses, ne dépassant pas ces dimensions, et qui ne se retrouvent pas chez les adultes, ce qui fait penser qu'elles augmentent de volume pendant la croissance de ce dernier.

Ainsi, dans le mésocérébron, à côté des petites cellules en question, on en voit d'autres plus grandes, mesurant au maximum 20 μ de diamètre, avec des noyaux de 13 μ, alors que chez l'adulte leurs dimensions maximales montent à 30 μ, avec un noyau de 20 μ. Dans le métacérébron des jeunes *H. barbara*, les plus grandes cellules ont 10 et 12 μ de diamètre. Chez l'adulte, leurs dimensions sont comprises entre 15 et 20 μ.

Nous avons vu que les grandes cellules des ganglions viscéraux de l'adulte mesurent jusqu'à 60 μ; chez les jeunes, les plus grandes ne dépassent pas 25 μ.

Dans le groupe cellulaire compris entre les deux commissures qui relient les ganglions pédieux chez les jeunes, se trouvent des cellules mesurant jusqu'à 20 μ de diamètre. Dans le groupe correspondant de l'adulte, les cellules mesurent jusqu'à 40 μ.

Quant aux cellules des ganglions buccaux, elles présentent des différences de taille moins accusées. Chez les jeunes, les plus grandes mesurent 20 μ; chez l'adulte on en rencontre de 30 μ.

Il serait intéressant de poursuivre des mensurations comparatives de ce genre sur des individus d'âges plus divers; mais, jusqu'à présent, nous n'avons pas eu l'occasion de le faire.

En résumé, le système nerveux d'*H. barbara* présente de grandes ressemblances avec celui des autres Gastéropodes, tel qu'il a été décrit en détail par Lacaze-Duthiers et surtout Böhmig et Nabias.

Les ganglions cérébroïdes et l'anneau périœsophagien sont tous semblables; les ganglions viscéraux tiennent, quant au degré de fusionnement de leurs ganglions constitutifs, le milieu entre ce qui est le cas chez *Limnaeus* et *Planorbis*, où ils

demeurent plus distincts entre eux, et chez *H. pomatia*, où ils sont au contraire plus confondus.

Les deux nerfs palléaux droits, décrits par Böhmig chez *H. pomatia*, sont ici réunis en un seul.

Quant aux ganglions pédieux, non étudiés à cet égard chez les aquatiques, ils présentent, ainsi que leurs connectifs, une dissymétrie beaucoup plus accusée dans notre espèce qu'on ne l'a décrit chez *H. pomatia*.

J'insiste sur le fait que l'innervation des conduits génitaux par les deux nerfs cervicaux droits, simplement soupçonnée par Böhmig, ne laisse chez *H. barbara* aucun doute, non plus que la présence d'un nerf columellaire.

Je pense avoir poussé aussi loin qu'il est possible la description des centres nerveux et l'énumération des nerfs qui en partent. Le seul détail que je n'aie pas réussi à élucider concerne le filet nerveux prenant naissance sur le groupe des cellules chromatiques du procérébron. Il est bien visible, tant sur la dissection que sur les coupes ; mais il ne m'a pas été possible de voir où il aboutit.

Organes de la reproduction. — Anatomie.

L'appareil reproducteur d'*H. barbara* est construit sur le même type que celui des autres Hélicidés. Il offre notamment de grandes ressemblances avec celui, si bien connu, d'*H. pomatia*. On va voir que, néanmoins, il en diffère sur plusieurs points intéressants. J'ajouterai à la description anatomique très succincte que Moss et Paulden (1892) en ont donnée, quelques détails nécessaires pour rendre plus compréhensible l'étude histologique que j'en ai faite.

La glande hermaphrodite (fig. 3 *gl. h.*) est logée dans le troisième tour de spire de l'animal. Sa couleur est d'un jaune sale, un peu plus claire que celle du foie, dans lequel cette glande est incrustée. Ses acini s'ouvrent sur les canaux collecteurs, qui, en se réunissant à leur tour, constituent le canal hermaphrodite (fig. 3 *ch*). Ce canal, d'abord très fin, aug-

mente ensuite de diamètre et décrit de nombreuses sinuosités. En arrivant à la glande de l'albumine, il forme une anse partiellement cachée par le tissu de cette glande. Les coupes de cette portion du canal hermaphrodite montrent, dans la partie descendante de l'anse, un pli (fig. 23 *rp*) qui, faible à son origine, fait de plus en plus saillie dans la lumière du canal. Ce dernier s'élargit progressivement à mesure qu'il approche de l'oviducte et de la gouttière déférente. Bien qu'entourée par les cellules de la glande de l'albumine, l'anse du canal hermaphrodite n'a aucune formation glandulaire qui lui soit propre.

La glande de l'albumine (fig. 3 *gl. alb.*) est allongée, concave du côté par lequel elle est contiguë au tube digestif, convexe de l'autre. Cette glande est blanche ou légèrement jaunâtre ; ses dimensions varient beaucoup suivant la saison. Par sa structure, c'est une glande en grappe, très dense, car les tubules qui la constituent sont fortement serrés les uns contre les autres. Elle est parcourue, dès son origine et dans toute sa longueur, par un canal collecteur qui va déboucher dans l'oviducte. Sur son parcours, ce canal reçoit des petits canaux latéraux.

Le repli que nous avons vu se former à l'extrémité du canal hermaphrodite divise en deux le conduit qui lui fait suite. Ainsi naissent l'oviducte et la gouttière déférente.

L'oviducte (fig. 3 *ovd*) est d'abord un canal large, festonné, aux parois épaisses, glandulaires, gonflant fortement dans l'eau. A la portion festonnée, ou portion prostatique de l'oviducte (pour lui conserver le nom que lui a donné Baudelot (1863) à cause de ses connexions avec la prostate déférente), fait suite une portion infra-prostatique, plus courte et plus étroite, aux parois minces et lisses à l'extérieur. La muqueuse interne de cette région présente de nombreux plis, comme on peut le voir sur les coupes (fig. 29 *ovd*).

La gouttière déférente ou le spermiducte, qui précède le canal déférent, court tout le long de la portion prostatique de l'oviducte et se présente comme un canal aplati (fig. 24 *sp*), séparé de l'oviducte (*ovd*) par un repli d'épaisseur variable (*rp*).

La fente qui fait communiquer ces deux conduits est fort étroite et peut, probablement, être complètement obstruée par le rapprochement du repli et de la paroi du conduit.

La transformation de la gouttière en canal déférent provient de ce que la cloison, située entre l'oviducte et la gouttière, finit par se souder au bord opposé (fig. 29). Sur toute sa longueur, la gouttière est recouverte par les formations glandulaires de la prostate déférente (fig. 3, 24 et 29 *pr. def.*), qui y déversent leurs produits de sécrétion. La prostate déférente, formée par une quantité de tubes minuscules, présente un aspect velouté.

Le canal déférent (fig. 3 *cd*), qui fait suite à la gouttière déférente, est un tube long et très fin. En ondulant légèrement, il se dirige en avant, côtoie la paroi du vestibule génital à l'entrée de la poche du cirre, puis revient en arrière pour aboutir à une portion plus large et d'un aspect différent (fig. 3 *cde*), que Moss et Paulden considèrent comme une portion élargie du canal déférent, tandis que Moquin-Tandon la dessine très courte et l'interprète comme étant le pénis. C'est Moss et Paulden qui ont raison, car cette portion ne peut pas s'évaginer. On la trouve toujours plus ou moins enroulée en spirale, sa couleur est blanche et nacrée.

A son origine, se trouve un flagellum (fig. 3 *fl*), très court, creux et terminé en pointe. On voit, sur sa coupe transversale, un pli de sa muqueuse (fig. 26 *rpl*) analogue à celui mentionné par Batelli chez *H. pomatia*.

Quant aux parois de la portion élargie du canal déférent, elles sont épaisses et fortement musclées. La lumière du canal présente une figure caractéristique en forme de croix (fig. 31) ou de T, selon la région sur laquelle a porté la coupe. Cette figure résulte des plis saillants, au nombre de quatre, lesquels portent le long de leurs parois des sortes de papilles déjà décrites par Baudelot dans la poche du cirre, chez *H. nemoralis*, et auxquelles cet auteur attribuait un rôle dans la formation du spermatophore. Je considère toute cette portion du canal déférent comme un moule à spermatophore et je possède une pré-

paration qui montre encore le spermatophore à son intérieur.

Ceci m'amène à dire quelques mots de ce dernier, appelé aussi *capréolus* (fig. 34). Il se compose d'un cylindre (fig. 33 *cy*) rempli de paquets de spermatozoïdes, abondants surtout dans le milieu de sa longueur. Le cylindre est surmonté d'une crète de fins denticules (fig. 33 *dt*), à la formation desquels contribuent sans doute les papilles mentionnées plus haut. Les pointes des denticules sont dirigées en avant, ce qui ne doit pas contribuer à faciliter l'accouplement.

Le canal déférent se termine à la base du cirre, entre deux saillies cylindriques de longueur différente, désignées par Moss et Paulden sous les noms de grande et de petite lèvre, lesquelles constituent tout l'organe copulateur (fig. 3 *gl* et *pl*). La grande lèvre, fendue à son sommet, porte une profonde rainure longitudinale, irrégulièrement plissée, dans laquelle s'engage le spermatophore avant d'être expulsé.

Les deux lèvres du cirre sont entourées à leur base par une première membrane, dont le bord libre est plus élevé du côté de la grande que du côté de la petite. Cette membrane est protégée par un anneau calcaire qui est directement appliqué contre sa face externe et qu'elle sécrète elle-même (fig. 3 *ae*). Le bord inférieur, légèrement renflé, de l'anneau calcaire, sert à l'insertion du muscle rétracteur de l'appareil. Tout celui-ci est logé au fond d'un sac à paroi épaisse : *la gaine du cirre* (*pc*) qui est ouverte sur le vestibule génital (*vg*).

Dans ce dernier viennent, d'autre part, s'ouvrir le canal du receptacle séminal (*crs*) et l'organe correspondant à la glande multifide de l'Escargot, auquel Moquin-Tandon a donné chez notre animal le nom de vésicule vermiforme ou de prostate vaginale. *H. barbara* est dépourvu de poche du dard.

Le réceptacle séminal (fig. 3 *rs*) est une longue vésicule légèrement étranglée à son milieu. Il est appliqué contre l'oviducte. Ses parois sont minces et sa cavité contient une matière visqueuse, d'un rouge brique. Il est précédé d'un long canal (*crs*) aux parois légèrement plissées à l'intérieur, lequel s'élargit un peu dans sa portion voisine du fond du vestibule génital.

Quant à la vésicule vermiforme, qui débouche dans le vestibule vis-à-vis de la poche du cirre, c'est une longue glande blanche et qui se bifurque ou se trifurque à son extrémité distale. D'abord large et à parois musclées, elle se rétrécit bientôt et conserve dès lors à peu près le même diamètre. L'opinion émise par Moss et Paulden, qui la considèrent comme une poche du dard en voie de régression, est démentie par sa structure histologique, ainsi que nous le verrons plus loin.

Le vestibule génital (fig. 3 *vg*) s'ouvre au dehors par une fente en boutonnière derrière le tentacule oculaire droit. Sa cavité, aplatie près de l'orifice, s'arrondit progressivement. La poche du cirre et la vésicule vermiforme viennent s'y ouvrir les premières, puis l'orifice de l'oviducte et enfin le canal du réceptacle séminal qui débouche tout au fond.

Extérieurement, le vestibule est blanc et ses reflets nacrés sont dus aux fibres musculaires qui sont abondantes, tant dans les parois du vestibule même, que sur les parties proximales de l'oviducte, du canal du réceptacle séminal et de la vésicule vermiforme.

Les organes de la reproduction sont tous entourés par un tissu conjonctif très lâche, parsemé de cellules pigmentaires noires, étoilées. Celles-ci abondent particulièrement le long du canal hermaphrodite.

Histologie.

La glande hermaphrodite ayant été très étudiée chez les espèces voisines, je me bornerai à dire quelques mots de sa structure chez *H. barbara*. Ses acini ont de minces parois conjonctives formées par des cellules fusiformes avec des noyaux allongés (fig. 22 *mc*). Les ovules (*ov*) se développent contre cette paroi ; ils sont faciles à reconnaître à leur grande taille, à leur cytoplasme chargé de granulations et à leur vésicule germinative claire avec une tache germinative. A côté des ovocytes et des ovules se trouvent, en grand nombre, des cellules plus petites, les spermatocytes (*sc*).

Les spermatozoïdes se développent surtout à l'intérieur des acini et les remplissent plus ou moins. J'en ai trouvé pourtant assez fréquemment à la périphérie de la glande (*sp*), ainsi que Bernard (1890) l'a vu également chez *Valvata piscinalis*. Selon lui, les éléments mâles se développent contre la paroi même des follicules ; il signale cependant ce fait comme plutôt rare.

Les parois du canal hermaphrodite sont formées par deux couches de cellules : la couche épithéliale et la fine enveloppe conjonctive. Dans la partie supérieure du canal, les cellules épithéliales sont plates et allongées, puis elles changent progressivement de forme et deviennent plus élevées tout en restant non ciliées. Finalement, dans l'anse que le canal forme près de la glande de l'albumine, les cellules épithéliales devenues cylindriques se munissent de cils vibratiles (fig. 23 *ep*). L'épaisseur de la couche épithéliale est, en cet endroit, de 8 μ, qui représentent la hauteur des cellules dont la largeur n'est que de 2μ,5 ou à peu près. Le canal hermaphrodite est bourré de spermatozoïdes. Je note en passant que, pas plus que les autres auteurs, je n'ai observé d'ovules dans le canal hermaphrodite, ni dans l'oviducte.

La couche conjonctive, très mince, est toujours formée de cellules fusiformes. Dans la partie terminale du canal, cette couche devient un peu plus épaisse et de rares fibres musculaires se mêlent aux cellules conjonctives (fig. 23 *tc*).

L'étude histologique de la glande de l'albumine présente quelques difficultés. Sous l'action des réactifs, ses tissus deviennent très friables et il n'est pas aisé d'obtenir de bonnes coupes. C'est le liquide de Perenyi, appliqué pendant 20 heures, qui m'a donné les meilleurs résultats. Les coupes de la glande, fixée de la sorte, montrent de grandes cellules claires (fig. 18), remplies par un amas de gouttelettes hyalines ou de vacuoles (*gtt*), déformées par le fait qu'elles sont serrées les unes contre les autres. Un gros noyau rond ou ovale (diamètre jusqu'à 10 μ), avec un grand nucléole très réfringent, est refoulé vers la périphérie de la cellule (fig. 18 *n*). Il est entouré d'un petit amas de cytoplasme granuleux. Entre les gouttelettes, on voit souvent

des granulations du cytoplasme. En dilacérant la glande fraîche, on voit le contenu dissocié de ces cellules se répandre en gouttelettes rondes ressemblant à des globules de graisse, tantôt isolées, tantôt groupées en petits amas semblables à des morulas. Leurs noyaux sphériques isolés ont été quelquefois pris pour des cellules entières. Le canal collecteur qui parcourt la glande, et ses canaux latéraux, sont tapissés par un épithélium cylindrique. Je n'ai pas pu m'assurer si cet épithélium portait des cils vibratiles, ainsi que le décrit Batelli chez *H. pomatia*. Les coupes ne m'ont pas fourni des preuves suffisantes pour affirmer leur existence.

Les parois de la portion prostatique de l'oviducte sont formées par trois couches. L'interne ou couche épithéliale est ciliée; ses cellules sont cubiques et, à l'inverse de ce qu'a décrit à leur propos Slugocka (1913), chez *Physa*, elles forment une couche continue, régulièrement appliquée sur la couche sous-jacente. Celle-ci est de beaucoup la plus importante; elle comprend également une seule couche de cellules, mais ces dernières sont de grande taille, d'ailleurs variable selon les régions considérées. Nous avons affaire ici à des cellules glandulaires prismatiques, dont le protoplasma, fort transparent, offre une structure nettement alvéolaire. C'est sans doute pour avoir vu ces cellules sur des coupes qui les avaient rencontrées sur un plan tranversal, que Batelli (1879) les décrit comme polygonales chez *H. pomatia* et Eisig (1869) comme rondes chez *Limnaeus auricularia*. Sur des coupes convenables, leur forme prismatique ou cylindrique, telle que nous les représentons sur notre fig. 24 (*cgl*), est évidente.

Les colorants de la mucine : safranine et thionine, notamment, les colorent vivement, mais inégalement selon que les cellules sur lesquelles ils agissent proviennent de la partie antérieure ou à la partie postérieure de l'oviducte. Dans cette dernière région, les cellules se colorent plus uniformément; cela résulte sans doute de leur degré d'activité.

La couche externe de la paroi est formée par une mince lame de tissu conjonctif à cellules étroites et longues (fig. 24 *tc*).

L'épaisseur totale de la paroi n'est pas partout la même. Elle est de 200 μ dans les endroits les plus épais et diminue notablement au fond des plis, ainsi qu'au commencement et à la fin de la région plissée de l'oviducte. Ces variations sont la conséquence de celles que présentent les cellules glandulaires.

Les parois de la région infraprostatique de l'oviducte présentent une structure différente (fig. 29 *ovd*). Elles sont beaucoup plus minces, les cellules de la portion glandulaire y faisant défaut. Dans la partie supérieure de cette région (sur les deux tiers supérieurs environ), l'épithélium cylindrique cilié forme de nombreux et profonds plis longitudinaux (fig. 29 *sp*). Il est soutenu par le tissu conjonctif (*tc*). Dans le tiers antérieur de la région, à l'entrée dans le vestibule génital et dans la portion avoisinante du vestibule même, on voit, sous la couche des cellules épithéliales devenues non ciliées (fig. 20 *ep*), de grandes cellules glandulaires rondes.

Le contenu de ces dernières est tantôt vivement coloré par la safranine (*gm*), tantôt ne présente qu'un résidu granuleux calcaire et ne se colorant pas (*gc*). Leur noyau ovale, entouré d'un peu de cytoplasma, est relégué au fond de la cellule. Il y a donc à considérer deux sortes de glandes dans cette région : les glandes à mucus et les glandes calcaires servant probablement à la fabrication de la coque de l'œuf. Ces dernières glandes sont plus abondantes dans l'oviducte, tandis que dans le vestibule génital ce sont les glandes à mucus qui prédominent. La paroi de la région antérieure de l'oviducte est renforcée par de nombreux faisceaux de fibres musculaires (*fm*) qui s'ajoutent au tissu conjonctif et contribuent à l'épaississement de la paroi.

La gouttière déférente ou spermiducte, qui court tout le long de la portion prostatique de l'oviducte, est tapissée par un épithélium cilié (fig. 24 *sp*), dont les cellules se distinguent de celles de l'oviducte par leurs cils plus longs, leur noyau plus gros et plus granuleux. Gouttière et oviducte sont contigus; leurs parois se touchent en conservant chacune ses caractères propres. Cette portion commune (fig. 24 *rp*), vue sur les coupes transversales, fait saillie sur la cavité interne et divise celle-ci

en deux portions inégales dont l'une *sp* est plus petite, l'autre *ovd* beaucoup plus grande et qui communiquent entre elles sur toute leur longueur par une fente étroite.

Le spermiducte est recouvert sur son bord externe par les formations glandulaires de la prostate déférente (fig. 24 *pr. def*). Celle-ci est une masse importante de grandes cellules glandulaires (*ctr*) à protoplasma finement granuleux et à noyau sphérique se colorant vivement dans toutes les teintures. Cette masse est entourée d'une très mince membrane anhyste et non de tissu conjonctif.

Mentionnons l'existence de grandes cellules d'aspect très différent des précédentes, de forme ovoïde, et à peu près entièrement occupées par une grande vacuole hyaline, due sans doute à un produit de sécrétion qui refoule à leur périphérie cytoplasma et noyau (fig. 24 *cel*). Ces cellules sont disposées sur deux ou trois couches, suivant les endroits. Les colorants de la mucine, tels que la safranine et la thionine n'ont guère de prise sur elles, alors qu'ils colorent très fortement les cellules de l'oviducte, ainsi que nous l'avons vu plus haut.

L'étroit canal déférent, dans lequel se transforme le spermiducte, a des parois minces, formées d'une couche de cellules épithéliales ciliées de 7 μ de hauteur (fig. 27 *ep*), entourées par une assez forte couche de tissu conjonctif (*tc*).

Le court flagellum, qui précède la portion élargie du canal, est creux. Ses parois et le repli qu'elles forment à l'intérieur sont revêtus par un épithélium cylindrique non cilié, haut de 8 μ (fig. 26 *ep*). Le cytoplasme de ces cellules paraît dense et homogène ; leur noyau ovale (3 μ de grand diamètre), très chromatophile, a surtout beaucoup d'affinités pour la thionine. Tout autour de l'épithélium se trouve un peu de tissu conjonctif (*tc*) et le tout est entouré par une forte couche de fibres musculaires, circulaires et longitudinales (*fm*).

La portion élargie du canal déférent a le même épithélium unistratifié que le flagellum. Celui-ci se complique par le fait que ses cellules forment, en s'allongeant, de nombreuses papilles (fig. 19 *ep.*), surtout au fond des replis du canal. Ces

papilles s'engrènent et la région où elles se trouvent sert probablement, ainsi que nous l'avons déjà dit, de moule pour la crète dentelée du spermatophore. Les cellules épithéliales les plus basses mesurent 4 à 5 μ, et les plus hautes, celles-là même qui font saillie et constituent les papilles dont nous venons de parler, atteignent 12 à 15 μ. Sous l'épithélium se trouve une couche du tissu conjonctif à grandes mailles (fig. 19 et 31 *tc*) avec des noyaux ovales (4 μ de grand diamètre), contenant de très fines granulations. La couche musculaire externe (fig. 31 *fm*) comprend les mêmes fibres circulaires et longitudinales qu'autour du flagellum.

L'organe copulateur et sa poche ont la structure suivante. Le cirre est formé par du tissu conjonctif à grandes mailles, entremèlé de fibres musculaires (fig. 32 et 21 *tc*). Il est extérieurement tapissé d'un haut épithélium cylindrique (*ept*) revètu d'une couche cuticulaire épaisse (fig. 21 *cut*). Les cellules épithéliales ont en moyenne 17 μ de haut et leur couche cuticulaire dépasse 2 μ d'épaisseur. Les noyaux des premières sont très allongés: leur grand diamètre mesure 10 ρ et le petit 2 μ. L'épithélium qui tapisse la rainure du cirre (fig. 32 *rn*) présente le même caractère. Il est seulement un peu moins élevé. Le repli qui entoure l'organe copulateur a la même constitution (fig. 32 *rl*) que ce dernier. Son épithélium, au voisinage de sa soudure avec le cirre, est identique, plus loin il s'abaisse et ses cellules ne sont plus revêtues de cuticule. Le passage entre la région élevée et la région basse de l'épithélium se voit nettement sur la coupe que représente la fig. 32 (*rl*).

L'anneau calcaire (fig. 32 *ac*), recouvert extérieurement par une lamelle très mince de tissu conjonctif, présente sur sa coupe de très fines striations révélant une structure prismatique.

La poche du cirre (fig. 32 *pc*) est formée par du tissu conjonctif (*ptc*) enveloppé d'une couche de muscles circulaires et longitudinaux (*fm*). Dans l'épaisseur de la couche conjonctive, se trouvent des cellules qui méritent une mention spéciale

(fig. 32 *ce*). Abondantes près de l'orifice du fourreau et dans sa partie médiane, elles deviennent de plus en plus rares dans la partie inférieure. Les contours de ces cellules sont imprécis, leur cytoplasma finement granuleux entoure un grand noyau, le plus souvent rond (14 μ de diamètre), parfois ovale. Les granulations de ces noyaux se colorent avec une grande intensité.

L'épithélium qui tapisse la poche du cirre est cylindrique (7 μ de hauteur) dans la partie inférieure et médiane (fig. 32 *ep*). Près de l'entrée dans le vestibule génital, il se modifie peu à peu, devient plus élevé (20 μ de hauteur) et caliciforme (fig. 28). Sa fonction glandulaire est hors de doute. J'aurai l'occasion de reparler de cet épithélium à propos du vestibule génital.

Le réceptacle séminal, dont la paroi interne forme de nombreux replis, est tapissé par un épithélium cylindrique (fig. 25 *ep*) dont la couche mesure 33 μ d'épaisseur. Les cellules qui la forment sont étroites et très serrées les unes contre les autres. Leur cytoplasme est très finement granuleux et, dans la partie basilaire de la cellule, on peut distinguer de fines stries parallèles. Le noyau, qui se colore fortement avec de la thionine, est situé dans la partie inférieure de la cellule; à son intérieur se trouvent de nombreuses granulations. Un revêtement cuticulaire protège l'épithélium (*cut*). A l'intérieur de l'ampoule, on trouve ordinairement une substance brune, visqueuse, formée de couches concentriques et parsemée de petits points colorés par le carmin et qui sont sans doute des têtes de spermatozoïdes. A l'épithélium fait suite une mince couche conjonctivo-musculaire (fig. 25 *mc*) recouverte à l'extérieur par de grandes cellules conjonctives (*ccj*).

La paroi du canal de la vésicule séminale présente, sur toute sa longueur, de nombreux plis longitudinaux. Les cellules qui composent son épithélium (fig. 35 *ep*) ressemblent à celles du réceptacle séminal, mais elles ne sont pas si hautes (6 μ seulement); en revanche, leur couche cuticulaire paraît être légèrement plus épaisse. La couche conjonctive du canal est plus riche en faisceaux musculaires que celle de la vésicule sémi-

nale ; dans sa partie inférieure, à son entrée dans le vestibule génital, ces faisceaux sont particulièrement abondants. En ce dernier endroit, on trouve, intercalées dans le tissu conjonctif, des grosses glandes muqueuses, semblables à celles que nous avons vues dans la partie terminale de l'oviducte (fig. 20 *gm*).

Il faut distinguer dans la vésicule vermiforme deux régions tout à fait différentes quant à la structure de l'épithélium. La partie étroite de la vésicule, ainsi que ses cœcums terminaux, sont tapissés par de grandes cellules de 22 μ de hauteur et parfois presque autant de largeur (fig. 30 *ep*). Elles ont un noyau rond (8 μ de diamètre), très granuleux, avec un nucléole. Le cytoplasma, qui est clair autour du noyau, présente des traînées de granulations, surtout près de son bord libre. Tel est l'état de l'épithélium dans cette région de la vésicule lorsque celle-ci est vide. Mais, lorsqu'elle est remplie de sécrétion, due sans doute à l'activité de son épithélium, les cellules de celui-ci sont comme hypertrophiées, leurs dimensions sont doublées et même triplées, leur bord libre devient très convexe et dans leur protoplasma apparaissent de nombreuses vacuoles. Il est à observer que la safranine et la thionine ne colorent pas les cellules sécrétrices ni leur produit de sécrétion. Il ne s'agit donc pas d'une glande muqueuse à proprement parler.

Dans la portion élargie de la vésicule vermiforme, près de son débouché dans le vestibule génital, l'épithélium perd son caractère glandulaire et devient simplement cylindrique. Il est soutenu ici par une couche de tissu musculaire et conjonctif, qui est beaucoup plus épaisse que dans la portion précédente (fig. 30 *cm*).

Le vestibule génital est, pour une part, tapissé par les divers épithéliums des conduits qui y aboutissent et qui s'y prolongent en modifiant légèrement leurs caractères. Au delà de l'entrée du canal de la vésicule séminale, se continue l'épithélium, recouvert de sa cuticule caractéristique. Près de l'entrée de l'oviducte, on retrouve ses glandes calcaires et muqueuses dans la paroi du vestibule, et ce n'est que peu à peu que celui-ci acquiert les caractères qui lui sont propres.

Des particularités du même genre peuvent être constatées dans le recouvrement épithélial du vestibule au voisinage des orifices d'entrée, de la poche du cirre et de la vésicule vermiforme. On se rappelle que leurs orifices sont situés en face l'un de l'autre. A ce niveau, la cavité du vestibule est aplatie, sa lumière présente sur une coupe transversale la forme d'une fente en boutonnière à chaque extrémité du grand diamètre, de laquelle débouche l'un des susdits organes. Or, la moitié à peu près de la bordure de cette fente est recouverte d'un épithélium cylindrique, semblable à celui de la vésicule vermiforme, tandis que l'épithélium recouvrant son autre moitié est caliciforme comme celui de la poche du cirre (fig. 28).

Ce n'est que près de son orifice externe que le vestibule génital se trouve tapissé par un épithélium cylindrique particulier, d'ailleurs analogue à celui de la peau. Les glandes muqueuses y sont abondantes, comme dans cette dernière. Leur nombre est grand sur tout le pourtour de l'orifice génital.

La paroi du vestibule est constituée en outre par une épaisse couche de tissu conjonctif et musculaire semblable à celui des organes voisins.

En résumé, la structure histologique de l'appareil génital d'*H. barbara* ne s'éloigne guère de celle observée par mes prédécesseurs sur le même appareil chez *H. pomatia*, par Batelli et chez trois espèces du genre *Physa* par M. Slugocka. L'anatomie microscopique de la glande hermaphrodite et de son canal est, en particulier, toute semblable dans ces diverses espèces.

Chez *H. barbara* nous avons seulement à insister sur les cellules prismatiques de la région prostatique de son oviducte, qui n'étaient pas décrites comme telles chez *H. pomatia* et sur les glandes calcaires et muqueuses de la région infraprostatique du même organe, décrites ici pour la première fois.

Dans la prostate déférente qui recouvre le bord externe de la gouttière déférente, nous avons constaté l'existence de deux sortes de cellules glandulaires : les cellules polygonales à

cytoplasma granuleux, qui constituent les franges de la prostate et les cellules à grande vacuole hyaline centrale, non encore décrites jusqu'à présent et qui sont localisées à proximité immédiate de la paroi de la gouttière déférente.

Le canal déférent, de son côté, nous a présenté deux portions bien distinctes, dont la première est fine, tapissée par un épithélium cilié, entouré par une lame de tissu conjonctif, et la seconde spiraloïde, aux parois épaisses, avec quatre plis saillants à son intérieur. Cette disposition paraît être spéciale à cet *Helix*, ainsi que la brièveté de son flagelle, extraordinairement court et pointu comparativement à celui des autres Hélicidés.

Le cirre ou pénis, formé d'une double saillie, dont la plus grande est creusée d'une profonde gouttière, diffère de celui d'*H. pomatia* par l'anneau calcaire de sa gaine, qui seule est capable de s'évaginer.

Enfin, nous avons signalé, pour la première fois, le revêtement cuticulaire du receptacle séminal et de son canal.

En terminant ce travail, nous devons encore relever l'intérêt qu'il y aurait à étudier les relations existant entre la forme et les dimensions des cellules glandulaires de la vésicule vermiforme et leur état fonctionnel, relations que nous avons soupçonnées, mais auxquelles nous regrettons de n'avoir pu consacrer toute l'attention qu'elles méritent.

BIBLIOGRAPHIE

1908. Germain, L. *Etude sur les Mollusques recueillis par M. H. Gadeau de Kerville pendant son voyage en Khroumirie (Tunisie)*, Ex. : *Voyage zoologique en Khroumirie* par H. Gadeau de Kerville, Paris, p. 129-296.

1855. Moquin-Tandon, A. *Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, Paris.

1861. Id. *Observations sur les prostates des Gastéropodes androgynes*, Journ. Conch., t. 9, p. 9-19.

1853. Saint-Simon (de). *Observations sur le talon de l'organe de la glaire des Helix et Zonites*, Journ. Conch., t. 4, p. 113.

1892. Moss, W. et Paulden, F. *Reproductive organs of Bulimus acutus (Helix acuta)*, Trans. Manchester micr. Soc., p. 75-79, 1 pl.

1894. Pilsbry a. Tryon, *Manual of Conchology*, (2), *Pulmonata*, vol. 9, p. 587.

1912. Simroth, J. H. *Mollusca*, Bd. 3, *Pulmonata*. Ex. : Bronn's, *Tierreich*.

1872. Lacaze-Duthiers (de), H. *Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation*, Arch. Zool. exp. et gén., t. 1, p. 436-500, 4 pl.

1883. Bohmig, L. *Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden*, Inaug. Dissert., 52 p., 2 pl., Leipzig.

1894. Nabias (de), B. *Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes*, Thèse, 195 p., Bordeaux.

1871. Dubreuil, E. *Etude anatomique et histologique sur l'appareil générateur du genre Helix*, 56 p. et 1 pl., Paris.

1879. Batelli, A. *Studio istologico degli organi sessuali complementari in alcuni Molluschi terrestri*, Atti Soc. tosc. Sc. nat., Pisa, vol. 4, p. 202-223, 2 pl.

1869. Eisig, H. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Limnaeus*, Zeitsch. wiss. Zool., t. 19, p. 291-321.

1913. Slugocka, M. *Recherches sur l'appareil génital des Gastéropodes pulmonés du genre Physa*, Rev. suisse Zool., vol. 21, p. 75-109, 2 pl.

1863. Baudelot, M. *Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques gastéropodes*, Ann. Sc. nat. (Zool.), t. 19, p. 135-222, 268-294.

1890. Bernard, F. *Recherches sur Valvata piscinalis*, Bull. sc. France et Belgique, t. 22, p. 254-362.
